蚜虫寄主专化型及其成因

刘向东，张孝羲，翟保平
（南京农业大学植保学院，农业部病虫监测与治理重点开放实验室，南京 210095）

摘要：综述了蚜虫寄主专化型产生的可能原因。蚜虫寄主专化型的形成在生态学水平上主要与蚜虫对寄主的选择识别能力、天敌作用、其他共生（共存）生物作用、抗药性等有关；并且具有一定的遗传基础，主要表现在蚜虫体内酶系的变化、染色体变异、有性繁殖中同型交配行为及种群的遗传分化上。但是对某种寄主专化型蚜虫而言，其具体的成因尚不明确。

关键词：蚜虫；寄主专化型；选择能力；遗传分化
中图分类号：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2004)04-0499-08

Host biotypes and their formation causes in aphids

LIU Xiang-Dong, ZHANG Xiao-Xi, ZHAI Bao-Ping (College of Plant Protection, Key Laboratory of Monitoring and Management of Plant Diseases and Insects of the Ministry of Agriculture of China, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The possible causes of the formation of aphid host biotypes were reviewed. In ecological levels, the formation is mainly related with the selection capacity to host plants, the natural enemies, the symbionts (coexists) and resistance to insecticides, and so on. The host biotypes have their genetic bases, including the mutation or change in enzymes and chromosomes, sexual reproduction, assortive mating and genetic differentiation of population. But the detailed causes for a certain host biotype in aphids were poorly understood at present.

Key words: Aphid; host biotype; selection capacity; genetic differentiation

寄主专化性在植物、动物和微生物中普遍存在(Callaway *et al.*, 2002; 刘向东等, 2002, 2003)。多食性昆虫对某一(类)寄主存在特定的喜好性，如莲守瓜 *Galerucella nymphaeae* 存在两个寄主宗，其一生活在睡莲科植物上，其二生活在蓼科植物上，两寄主宗的母代与子代都喜好各自出生时的寄主，子代在出生时寄主上的存活率是在其他寄主上的 1.2 ~ 25 倍(Stephanie and Gerard, 2002)。烟草天蛾 *Manduca sexta* 成虫喜好在茄科植物上产卵，这种专化性是由茄科植物叶片中化学物质对幼虫的诱导后产生的(Marta and Renwick, 2000)。蚜虫对寄主植物也存在明显的专化性(Stroyan, 1984; Via, 1989, 1991a, b; De Barro *et al.*, 1995; Sunnucks *et al.*, 1997; 孟玲等, 1998; Caballera *et al.*, 2001; 孟玲和李保平, 2001; 刘向东等, 2002)。多食性的蚜虫对特定寄主植物的专化喜好性是长期进化的结果，有其生态学和遗传学基础。本文从生态学和遗传学方面分析多食性蚜虫种群产生寄主专化性的可能原因。

1 蚜虫寄主专化型的表现

多数植食性昆虫通常都有一定的寄主植物范围，仅能取食和利用一个或几个属，或单一的科(亚科)的植物，能同时利用三个不同科植物的种类不到所有昆虫种类的 10% (Futuyma and Grould, 1979; Chapman, 1982; Price, 1983)。昆虫进化为多食性和单食性所需的时间分别约为 100 年和 500 ~ 10 000 年(Southwood, 1984; Strong *et al.*, 1984)，表现出专化性的形成远比多食性艰难。但是在人工选择条件下，昆虫寄主专化型的形成要比自然条件下容易得多。人工选择实验中，昆虫对产卵场所或寄主植物的利用很快就会表现出明显的选择性(Gould, 1979; Wasserman and Futuyma, 1981)。

在大约 4 000 种蚜虫中，大部分蚜虫只能利用

基金项目：国家自然科学基金资助(30070127)
作者简介：刘向东，男，1970 年出生，湖南隆回人，博士，副教授，研究方向为昆虫生态与预测预报，E-mail: liuxd@njau.edu.cn
收稿日期 Received: 2003-08-14; 接受日期 Accepted: 2004-06-30

有限的几种寄主，表现为单食性或寡食性，即使多食性蚜虫对其全部寄主植物也存在不同的选择性，形成了两个或多个喜好特定寄主植物的寄主专化型（Eastop，1986）。

Stroyan（1984）根据对寄主适应性的不同，将甜菜蚜 *Aphis fabae* 分为 4 个寄主专化型：（1）*A. f. cirsiiacanthoidis* 型：只喜好蓟属 *Cirsium* spp. 植物；（2）*A. f. fabae* 型：只喜好栽培甜菜 *Beta vulgaris*、藜 *Chenopodium album*、罂粟属 *Papaver dubium* 和蚕豆 *Vicia faba*；（3）*A. f. mordwilkoi* 型：只喜好牛蒡属 *Arctium* spp. 和旱金莲 *Tropaeolum majus* 植物；（4）*A. f. solanella* 型：只喜好旋花科 *Bilderdykia convolvulus*、蓟属 *Cirsium* spp. 和茄属 *Solanum nigrum* 植物。寄主型的产生明显限制了特定甜菜蚜种群的寄主植物范围。棉蚜 *Aphis gossypii* 也存在对不同寄主喜好性的差异。Guildemond 等（1994）报导在荷兰，黄瓜和菊花上的棉蚜相互转接几乎不产仔；Vanlerberghe 和 Chavigny（1998）采用 RAPD-PCR 方法分析了 18 种寄主植物上棉蚜的种群分化，将棉蚜聚类为瓜型蚜和其他型蚜；在日本，棉蚜的 4 种生物型也与其对不同寄主的利用水平有关（Inaixumi，1981）；在我国南京和新疆，棉蚜也明显出现了棉花型和瓜类型的分化（朱弘复和张广学，1958；孟玲等，1998；孟玲和李保平，2001；刘向东等，2002，2003）。日本绣线菊蚜 *Aphis spiraecola* 存在绣线菊 *Spirea* spp. 和柑桔两种寄主型，在相同温度下绣线菊型蚜种群比柑桔型蚜种群孵化早，如果没有低温处理，两者孵化时间相差 50 天，即使经过 90 天的低温处理后孵化时间也相差 12.4 天（Komazaki，1998）。玉米蚜 *Rhopalosiphum maidis* 在智利多数在约汉逊草 *Sorghum halepense* 上生活，很少在邻近的小麦上发生（Caballero *et al.*，2001）。豌豆蚜 *Acyrthosiphon pisum* 在欧洲有豌豆 *Pisum ativum*、苜蓿 *Medicago sativa* 和红三叶草 *Trifol pratense* 3 种寄主专化型（Müller，1980），在北美存在苜蓿和红三叶草 2 种专化型（Via，1989，1991a，b；Caillaud and Via，2000）。三叶草彩斑蚜 *Therioaphis trifolii* 种群存在两个严格的寄主专化型，即要么适应于三叶草，要么适应于苜蓿（Sunnucks *et al.*，1997）。麦长管蚜 *Sitobion avenae* 对小麦和鸡脚草 *Dactylis glomerata* 的喜好性存在显著差异（De Barro *et al.*，1995）。希腊北部田间桃树、烟草和辣椒上的桃蚜 *Myzus persicae* 种群对寄主的适应性存在差异（Blackman *et al.*，1999）；我国油菜上的桃蚜也不能在桃树上转接存活（杨效文等，1999）。

综上所述，蚜虫类群中确实存在许多对寄主植物适应性的显著差异，其中有些种群在长期的自然选择过程中，产生了对特定寄主植物的强烈依赖性，形成了寄主专化型或寄主宗。

2 蚜虫寄主专化型形成的环境因素

2.1 对寄主的选择行为

蚜虫对寄主的选择一般有 4 个连续的过程：首先是有翅蚜的降落与定殖，有翅蚜通过植物的颜色或形状等信号着落于特定植物上；其次是简单的刺探和估计植物表面或次表皮的物理特性，确定寄主表面是否存在对取食的机械阻碍作用；然后是深度刺探寻找营养组织；最后就是检验韧皮部汁液的质量。蚜虫通过以上的 4 个严格程序来选择寄主。

昆虫在选择寄主的过程中，嗅觉信号对寄主定位过程起重要作用（Pickett *et al.*，1992；Hardie *et al.*，1996，1997；韩宝瑜，2001；方宇凌和张钟宁，2002；阎凤鸣等，2002）。蚜虫可通过信息素（绿叶气味、聚集信息素、报警激素等）来分辨自己的适宜寄主。豆蚜 *Aphis craccivora* 的有翅和无翅型均对绿叶气味有较强的趋性，在嗅觉仪中能区分来自寄主植物豌豆以及其他植物的挥发物信号，并产生选择性行为反应（Pettersson *et al.*，1998）。棉花、黄瓜、南瓜、马铃薯上生长的棉蚜对不同寄主的选择行为的观察表明，棉蚜对其原来取食的寄主有强烈的选择性，而棉花型棉蚜对黄瓜叶片的选择性以及黄瓜型棉蚜对棉花叶片的选择性均很弱（刘向东等，2002）。Caillaud 和 Via（2000）证实，豌豆蚜的苜蓿型和丁香型在第一次刺探植株组织时即可对各自的非寄主植物产生拒绝反应，因此，对寄主的喜好与选择行为与其感觉器官的作用有关，而与植株营养无关。

植物的次生物质在蚜虫对寄主的选择过程中有一定的作用。Caillaud（1999）研究表明，大豆蚜 *Aphis glycines* 在远距离时不能区分寄主和非寄主植物，决定寄主植物是否合适发生在口针短暂刺探之后，它对寄主植物的专化喜好性是由蚜虫的化学感受器调控的，植物表皮或叶肉细胞分泌的次生化合物质可能是主要的促进或限制因子。许多植物对大多数昆虫是不可食的，因为它们含有次生化合物，但是经过多次的尝试或在外界强迫下，昆虫有可能克服次生物质的阻碍。蚜虫为害过的寄主会对后来迁入的蚜虫的定殖产生负面影响，而对蚜虫的寄生蜂会产生正吸引力，这是由蚜虫为害诱导植株产生了次生化

合物如水杨酸甲酯、紫茉莉酮所致，这些次生物质还可通过空气或根际传递给未受害的寄主，使其提前产生对害虫的防御反应（Chamberlain *et al*.，2001）。葫芦科甜瓜属 *Cucumis* 植物中含有吡唑和β-吡唑丙氨酸（β-PA）两种次生物质，其中吡唑对不在甜瓜上取食的豌豆蚜有高的毒性，而在甜瓜上生活的棉蚜对吡唑的忍受性显著高于在棉花上生长的棉蚜（Chen *et al*.，1999）。禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* 对未经甲基水杨酸处理的植物有强的喜好性，甲基水杨酸是其冬寄主的挥发物（其夏寄主则没有），是驱使有翅蚜向夏寄主迁飞和秋季回迁到冬寄主上的信号或标记性物质（Robert and Jan，2000）。蚜虫为害诱导的寄主植物次生化合物，在蚜虫对寄主的选择过程中既可作为阻碍因子，也可作为寄主的标识物，使昆虫更快更准确地定位寄主植物。而将之当成标识物并能利用该寄主的蚜虫则与其他个体形成了食物利用上的分化，从而促进了寄主专化型的形成。

寄主植物的表面结构在寄主选择过程中也有一定的作用。蚜虫在寄主植物上取食定殖，首先必须与寄主表面接触。蚜虫对寄主的选择利用会受寄主表面物理状况和化学信号的影响，如表皮蜡质与绒毛的机械阻碍、植株次生化合物的吸引或排斥等。Anderson 和 Bromley（1987）推测蚜虫跗足上的感受器可能具有化学感受功能。Powell 等（1999）研究蚜虫对非寄主植物表皮脂类化合物的反应表明，寄主表面的脂类物质对蚜虫的起始刺探取食行为起重要作用。非寄主植物燕麦表面的蜡质对甜菜蚜的刺探行为有明显阻碍作用，而寄主植物大豆的蜡质则无此影响。表皮物质的氯仿提取物经 GC-MS 分析发现，大豆表面的蜡质是一种混合物，而燕麦主要是正二十六烷醇（1-hexacosanol），并且大豆提取物对甜菜蚜取食行为没有影响，而燕麦提取物和纯正二十六烷醇会延迟口针的起始刺探。蚜虫为害过的寄主植物，其表面结构也会发生相应变化，表现出蜡质层的减少或完全不产生（Gonzales，2002），这样蚜虫就能更好地利用寄主植物，从而促进寄主专化性的形成。

2.2 天敌作用

天敌是引起昆虫产生寄主分化的另一因素（Bernays and Graham，1988）。蚜虫在逃避天敌的过程中，很可能不断地缩小自己的寄主范围，从而专化于某种（类）植物，形成寄主专化型。专化性是一个基因型在不同寄主植物上表现出的不同适应水平（Price，1980，1986；Fry，1996），当天敌压力存在时，特定时空条件下很可能只有一种适宜的寄主供多食性的蚜虫利用，从而形成生态上的单食性（Gilbert，1979）。但是寄主专化型的禾谷缢管蚜表现出的极低的寄主定位能力（Ward *et al*.，1998）又说明，天敌和寄主植物的营养也难以解释这种蚜虫形成寄主专化型的原因。不过，作者在观察棉花型和黄瓜型棉蚜被刺激后的掉落情况时发现，棉花型棉蚜从寄主上掉落的比率（14.57%）要略高于黄瓜型棉蚜（9.39%），说明棉花型棉蚜逃避寄生蜂的能力要强于黄瓜型棉蚜，黄瓜型棉蚜很可能是为了避开棉田寄生蜂的攻击而被迫放弃棉花寄主，从而转向于黄瓜寄主所致。由此表现出天敌在棉蚜寄主专化型形成过程中的作用。

2.3 共栖与共生作用

其他生物，特别是共同生活的共栖物种，与昆虫的分布与食性专化性的产生有着密切的关系。取食橡树的栎长喙大蚜 *Stomaphis quercus* 只占据在毛蚁属 *Lasius fulignosus* 蚁巢 17 m 范围内的橡树，而取食百里香 *Thymus* spp. 的蚜虫 *Aphis serpylli* 仅占据包含有高密度毛蚁属 *Lasius nige* 蚁巢草坪上的石南草，这说明处于同一生境中的蚂蚁是影响这些蚜虫产生栖境专化性的间接因子（Hopkins and Thacker，1999）。当栖境专化后，种群就很容易产生对特定栖境中特定植物的适应与喜好，从而形成寄主专化型。

蚜虫体内的共生菌对蚜虫相当重要，蚜虫所需的许多必需氨基酸不能直接从植株汁液中得到，必须通过其体内的共生菌获得（Douglas，1988；Douglas and Prosser，1992；Febvay *et al*.，1995）。同时，共生菌也可为蚜虫提供一些其他类型的营养物质。体内含有特定共生菌的蚜虫，就可以利用对蚜虫营养价值较低的寄主植物（Douglas，1993），而营养价值较低的寄主植物防御害虫的能力较差，并且植株上害虫的天敌也相对较少。因此，从最大获益原则出发，蚜虫就可能专化性的利用这类寄主植物，从而形成寄主专化型。如有细菌共生的甜菜蚜在 16 种植物上的相对生长率明显高于无共生菌寄生的蚜虫（Adams and Douglas，1997）；人工去除豌豆蚜虫体内的共生菌后，蚜虫的行动变得迟缓、生长缓慢，并且在植株上产仔很少，表现出对原来寄主的不再适应（Sasaki *et al*.，1991；Douglas，1992）。蚜虫体内的共生菌能影响蚜虫利用特定寄主的能力，但是在同种蚜虫的不同寄主专化型或寄主宗之间，其体内共生菌是否存在种类或数量上的差异，以及共生菌在不同寄主型之间的功能作用是否完全相同，目前仍无明确的研

究结果。

2.4 抗药性作用

已有的研究表明,抗药性不同的蚜虫对寄主的利用存在差异。抗抗蚜威农药的棉蚜品系能取食利用菊花,而不能利用黄瓜植株,但黄瓜植株却是其敏感品系的寄主食物(Furk *et al.*, 1980)。棉蚜的抗性和敏感品系取食不同寄主植物后,也会引起其对药剂敏感性的变化,如抗氰戊菊酯的棉蚜品系分别在棉花和黄瓜上饲养,其后代对氰戊菊酯的抗性表现为棉花上饲养的要高出黄瓜上饲养的76.4倍(王开运等,2001)。同时不同寄主植物或品种上棉蚜和桃蚜的酯酶活力存在差异(姜永幸和郭予元,1996;王健等,1996;李滕武等,1997;谢佳燕等,2001;王开运等,2001;李飞等,2002)。由此推测,蚜虫专化于某种寄主可能受药剂选择的促进作用,具有一定程度抗药性的蚜虫,其体内的酶系只能适应某类植株的营养或次生物质,从而形成寄主专化型。不过,这一推测还有待于进一步证实。

3 蚜虫寄主专化型形成的遗传基础

3.1 寄主专化型蚜虫间的生殖对策

具有寄主转换特性蚜虫的寄主专化性容易受寄主转换和有性世代交配行为的影响。因此,寄主专化型蚜虫在寄主转换和有性繁殖过程中,肯定存在一套维持专化性的对策。其一是,寄主专化型蚜虫需有一固定不变的寄主转换通道。如对不同夏寄主有专化性的蚜虫转移到冬寄主上越冬时,很可能选择不同的冬寄主,翌年又分别转移到自己喜好的夏寄主上,从而达到种群的长期分离。研究表明,木槿上的有翅和无翅棉蚜能在棉株上生存和繁殖,但不能在黄瓜上生存。由此说明,木槿上的棉蚜可以是棉株上棉蚜的直接虫源,但不可能是黄瓜上棉蚜的直接虫源(刘向东等,2003),两寄主型蚜虫存在冬寄主的不同。其二是,寄主专化型蚜虫的有性繁殖大多需同型交配。为了长期保持对特定夏寄主的专化性,蚜虫有性世代的交配最好是在同一寄主型的雌雄个体间进行,形成不同寄主型间的交配前生殖隔离。豌豆蚜的苜蓿和三叶草寄主型间有同寄主种群交配的行为,从而限制了苜蓿和三叶草寄主型种群间的基因交流(Via,1991b)。Raymond等(2001)研究表明,*A. f. fabae*型和*A. f. mordwilkoi*型甜菜蚜分别在不同的寄主植物上进行有性繁殖,并且存在明显的合子结合前的生殖隔离。不过,不同寄主型蚜虫间不可能实现完全的生殖离隔,研究表明寄主宗间的基因交流一般在1%以上(Michele and James, 2002)。因此,维持寄主专化性的生殖对策之三是,发生异质交配时其后代个体中不会表现出对两种专化型寄主均适应的中间类型,或者后代的生存能力要比同型交配后代差,从而被淘汰。甜菜蚜的蚕豆型与旱金莲型间可以进行杂交,且杂交后代中就不会产生既适应于蚕豆又适应于旱金莲的中间类型(Mackenzie,1996)。当然,蚜虫的寄主专化性也很可能属于受多基因控制的数量性状,在同质或异型交配后,一定基因产生连锁、加性或拮抗作用时,就表现为某种寄主专化型,否则就表现为另一种寄主专化型,从而使专化型蚜虫长期存在。

3.2 同功酶位点的变异

蚜虫在对寄主的利用过程中需要解毒酶系的作用来解除植物次生物质等不良化合物的毒害作用,因此蚜虫专化取食一种或亲缘关系较近的一类植物后,其体内的酶系在组成或活性上可能会发生变化。不过许多研究表明,蚜虫种群中同功酶的遗传变异率比其他类别的昆虫要低得多。在希腊北部桃树和烟草上的桃蚜种群中,全部桃树和74%的烟草及其他次生寄主上的桃蚜均扩增到了*FE4*基因(编码杀虫剂降解酯酶基因),在另外的26%的烟草及其他次生寄主上的桃蚜中扩增到了编码酯酶的*E4*基因,但是辣椒上的桃蚜同时克隆到了*E4*和*FE4*基因(Blackman *et al.*, 1999),表现出不同寄主上生长的桃蚜种群存在酯酶位点上的差异。Simon和Hebert(1995)对不同寄主上的禾谷缢管蚜加拿大种群遗传多样性的研究表明,北美稠李*Prunus virginiana*冬寄主上的15个种群及夏寄主大麦、玉米、燕麦和小麦上的14个种群的同功酶,在15个位点中仅检测到3个位点的多态性,并且同类寄主的种群很少有地理上的差异;而在原生寄主和次生寄主上存在基因频率的不同,次生寄主上基因的杂合率明显降低。分析杂合性低的原因,可能是由于杂合型个体在选择次生寄主时是不利的,或者是蚜虫选择性迁飞到不同寄主上所致。澳大利亚毛管蚜*Schoutedenia lutea*种群的遗传变异和遗传结构的研究表明,三个同功酶标记发现在不同寄主植物上的种群异质性达到61%,而在不同区域间则为23%(Tomiuk *et al.*, 1991)。鼬瓣黑隐瘤蚜*Cryptomyzus galeopsidis*在红醋栗和黑醋栗两种原生寄主上存在等位酶(allozymes)的差异,不过,两寄主上的蚜虫能进行正常交配(Guldemond, 1990a; Guldemond *et al.*,

1994)。

不同寄主上的同种蚜虫在酯酶同功酶位点上的变异程度不是很高，但在酶活性上存在显著差异，并且表现出对药剂抗性水平的不同。由此说明同功酶的变化，特别是酶位点的变异促进了蚜虫对特定寄主的利用，从而形成寄主专化型。

3.3　蚜虫种群染色体的变异与寄主专化性

蚜虫的染色体较为特殊，为全着丝粒染色体(holocentric chromosomes)，并且染色体的进化相当快速(Bizzaro *et al*., 2000)。染色体数目变化以及染色体的易位与缺失可能是影响蚜虫产生寄主专化型的一个内在原因。玉米蚜存在染色体组型的不同($2n=8$，$2n=9$，$2n=10$)，并且这些染色体组型与寄主专化性相关联，染色体组型多样的蚜虫种群适应的寄主范围广(Brown and Blackman，1988)。杨效文等(2000)对桃蚜染色体组型分析得出，红绿两种体色桃蚜染色体有 5 种核型($2n=12$，正常；$2n=12$，A1 与 A3 易位；$2n=11$；$2n=13$；$3n=18$，A1 与 A3 易位)，并且易位与抗药性有关。澳大利亚杂草上的长管蚜 *Sitobion miscanthi* 完全营孤雌生殖，它存在 4 种染色体组型，其中 3 种是由基因突变和染色体重组所引起；4 种型的蚜虫在三种寄主植物上的平均相对生长率(MRGR)存在显著的差异，并且同一型在一种寄主植物上有高的相对生长率时，在另两种寄主植物上则只有较低的相对生长率，表现出具有不同核型的蚜虫所喜好的寄主植物存在差异(Paul *et al*.，1998)。原国辉(1990)发现花椒、石榴和木槿上的棉蚜都是由正常和易位染色体(T1-2，T1-3)核型组成的复合种群，并且各种核型在棉蚜种群中所占的比率随时间而变化，其中正常核型在越冬寄主花椒和棉花苗期占优势，易位核型 T1-2 在棉花蕾铃期占优势。在不同冬寄主上没有表现出染色体组型上的差异。不过，冬寄主上染色体正常与易位的个体是否对夏寄主具有选择能力的差异，其他夏寄主，如瓜类上的核型如何？还需进一步研究。*Trama* 属中营完全孤雌生殖蚜虫的染色体组型存在丰富的多样性，特别表现在具有高度重复序列的染色体的数量和分布上。仅在英国南部的少部分地点取样，洋蓟长跗蚜 *Trama troglodytes* 染色体数量在 14～23 之间，*T. caudata* 为 9～12，而 *T. maritima* 为 10～14，并且有些克隆的个体存在不只一个染色体组型。通过原位杂交发现，这种染色体数量的变化与 rDNA 序列的数量和分布上的差异相关联。虽然取食多种不同寄主的洋蓟长跗蚜没有与染色体相关联的寄主宗的形成，但是这种同种内染色体组型具有高度多态性的现象揭示，蚜虫种群存在快速的染色体组型进化(Blackman*et al*.，2000)，并且染色体的变化与寄主利用有关。当染色体组型进化到一定程度时，肯定会导致遗传基因的改变，从而形成具有遗传基础的寄主专化型。

3.4　蚜虫种群在不同寄主植物上的遗传分化

昆虫对寄主植物的利用具有较强的选择反应，这说明昆虫对寄主适应性的改变具有遗传性(Via，1990)。尽管蚜虫种类的遗传变异率极低(May and Holbrook，1978；Lucinda and Angela，1999)，但生活在不同寄主上的蚜虫也表现出了一定程度的遗传差异。对豌豆蚜的豌豆、紫花苜蓿和三叶草三个寄主型的 29 个孤雌克隆系进行线粒体 DNA 和共生菌质粒的 RFLP 多态性分析，共检测到 67 个限制性位点，在线粒体基因组中没有限制性位点的变异，但存在富含 A+T 区和 ND3-ND5 区长度的变异；1 个蚜虫克隆在 *Buchnera* 亮氨酸质粒中(pAPEleu)，存在 *Hin*d Ⅲ限制位点的变异，2 个蚜虫克隆在 *Buchnera* 色氨酸质粒(pAPEtrp)中 0.76 kb 处存在异质性；根据节肢动物核苷酸取代率，推测出可能是 100 000 年之前的农业重大变革引起豌豆蚜产生了寄主专化型的分化(Birkle and Douglas，1999)。David 和 Via(2001)又发现在豌豆蚜的两种寄主专化型种群间，存在几个复杂的基因多效性和紧密连锁的数量性状位点，它们控制着促进物种形成的关键性状，同时两种寄主专化型对行为特性有拮抗效应的数量性状位点与产生同质交配的数量性状位点存在遗传连锁关系。

蚜虫寄主专化性的产生确实有其遗传基础，并且至少由一个位于常染色体上的基因所控制。但是至今尚未克隆出一个有关寄主专化性的基因。因此，寄主专化性很可能象 Mackenzie(1996)所推测的那样，属于由一系列具有连锁、上位、拮抗效应的基因所控制的一个数量性状。因此，需要采用分子数量遗传的方法进行基因定位分析。

4　结语

多食性的蚜虫产生对特定寄主的专一利用特性，是蚜虫食性向单食性方向进化的一个重要环节。其产生的生态学基础与蚜虫对寄主的选择识别能力、天敌作用、其他共生(共存)生物作用及抗药性等内外因素有关，并且是这些因素长期作用的结果。

在各生态因子的作用下，蚜虫种群被不断地筛选，从而分化出专化于特定寄主的种群。并且种群在行为、生理及遗传水平上发生了明显的变化，如有性繁殖中出现了同型交配、体内特定酶活性发生了变化，以及染色体产生了易位或缺失等，最终造成种群在遗传上的明显分化而形成寄主专化型。在蚜虫形成寄主专化型的生态和遗传因素中，还有许多因素的作用及遗传基础还需进一步证实，特别是繁殖交配特性与基因交流程度，以及控制专化型的基因或基因位点的定位与克隆方面，还需开展大量的研究工作，以阐明蚜虫种群产生寄主专化型的遗传基础。

参 考 文 献（References）

Adams D, Douglas AE, 1997. How symbiotic bacteria influence plant utilization by the polyphagous aphid, *Aphis fabae*. *Oecologia*, 110(4): 528 – 532.

Anderson M, Bromley AK, 1987. Sensory system. In: Minks AK, Harrewijn P eds. Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control, Vol. 2A. Elsevier, Amsterdam. 155 – 162.

Bernays EA, Graham M, 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, 69(4): 886 – 892.

Birkle LM, Douglas AE, 1999. Low genetic diversity among pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*) biotypes of different plant affiliation. *Heredity*, 82(6): 605 – 612.

Bizzaro D, Mandrioli M, Zanotti MG, Manicardi GC, 2000. Chromosome analysis and molecular characterization of highly repeated DNAs in the aphid *Acyrthosiphon pisum* (Aphididae, Hemiptera). *Genetica*, 108 (2): 197 – 202.

Blackman RL, Spence JM, Field LM, Devonshire AL, 1999. Variation in the chromosomal distribution of amplified esterase (*FE4*) genes in Greek field populations of *Myzus persicae* (Sulzer). *Heredity*, 82(2): 180 – 186.

Blackman RL, Takada H, Kawakami K, 1978. Chromosomal rearrangement involved in insecticide resistance of *Myzus persicae* (Sulzer). *Nature*, 271: 450 – 452.

Blackman RL, Jennifer MS, Benjamin BN, 2000. High diversity of structurally heterozygous karyotypes and rDNA arrays in parthenogenetic aphids of the genus *Trama* (Aphididae: Lachninae). *Heredity*, 84 (2): 254 – 260.

Brown PA, Blackman RL, 1988. Karyotype variation in the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch), species complex (Hemiptera: Aphididae) in relation to host-plant and morphology. *Bull. Entomol. Res.*, 78: 351 – 363.

Caballera PP, Ramirez CC, Niemeyer HM, 2001. Specialization pattern of the aphid *Rhopalosiphum maidis* is not modified by experience on a novel host. *Entomol. Exp. Appl.*, 100: 43 – 52.

Caillaud MC, 1999. Behavioural correlates of genetic divergence due to host specialization in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 91(1): 227 – 232.

Caillaud MC, Via S, 2000. Specialized feeding behaviour influences both ecological specialisation and assortative mating in sympatric host races of pea aphids. *Amer. Nat.*, 6: 606 – 621.

Callaway RM, Reinhart KO, Moore GM, Moore DJ, Pennings SC, 2002. Epiphyte host preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia*, 132(2): 221 – 230.

Chamberlain K, Guerrieri A, Pennacchio F, 2001. Can aphid-induced plant signals be transmitted aerially and through the rhizosphere? *Biochem. Syst. Ecol.*, 29(10): 1 063 – 1 074.

Chapman RF, 1982. Chemoreception: the significance of receptor numbers. *Adv. Insect Phys.*, 16: 247 – 356.

Chen JQ, Rahbe Y, Delobel B, 1999. Effects of pyrazole compounds from melon on the melon aphid *Aphis gossypii*. *Phytochemistry*, 50(7): 1 117 – 1 122.

David JH, Via S, 2001. Genetic linkage of ecological specialization and reproductive isolation in pea aphids. *Nature*, 412: 904 – 907.

David VR, Cameron KG, 2001. The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, 112: 183 – 198.

De Barro PJ, Sherratt TN, David O, Maclean N, 1995. An investigation of the differential performance of clones of the aphid *Sitobion avenae* on two host species. *Oecologia*, 104(3): 379 – 385.

Douglas AE, 1988. Sulphate utilization in an aphid symbiosis. *Insect Biochem.*, 18: 599 – 605.

Douglas AE, 1992. Requirement of pea aphids for their symbiotic bacteria. *Entomol. Exp. Appl.*, 65: 195 – 198.

Douglas AE, 1993. The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. *Ecol. Entomol.*, 18: 31 – 38.

Douglas AE, Prosser WA, 1992. Synthesis of the essential amino acid tryptophan in the pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*) symbiosis. *J. Insect Physiol.*, 38: 565 – 568.

Eastop VF, 1986. Aphid plant associations. In: Stone AR, Hawksworth DL eds. Coevolution and Systematics. Oxford: Clarendon Press. 35 – 54.

Fang YL, Zhang ZN, 2002. Influence of host-plant volatile components on oviposition behavior and sex pheromone attractiveness to *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomol. Sin.*, 45(1): 63 – 67. [方宇凌，张钟宁，2002. 植物气味化合物对棉铃虫产卵及田间诱蛾的影响. 昆虫学报，45(1): 63 – 67]

Febvay G, Liadoze I, Guillard J, Bonnet G, 1995. Analysis of necessary amino acid metabolism in *Acyrthosiphon pisum*: a multidimensional approach to amino acid metabolism on aphid. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 29: 45 – 69.

Fry JD, 1996. The evolution of host specialization: Are trade-offs overrated? *Amer. Nat.*, 148: 84 – 107.

Furk C, Powell DF, Heyd S, 1980. Pirimicarb resistance in the melon and cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover. *Plant Pathology*, 29(4): 191 – 196.

Futuyma DJ, Gould F, 1979. Associations of plants and insects in a deciduous forest. *Ecol. Mon.*, 49: 33 – 50.

Gilbert LE, 1979. Development of theory in the analysis of insect-plant interactions. Ohio State University Press, Columbus, Ohio, USA. 117 – 154.

Gonzales WL, Ramirez CC, Olea N, Niemeyer HM, 2002. Host plant

changes produced by the aphid *Sipha flava*: consequences for aphid feeding behaviour and growth. *Entomol. Exp. Appl.*, 103(2): 107 – 113.

Gould F, 1979. Rapid host evolution in a population of phytophagous mite *Tetranychus urticae* Koch. *Evolution*, 33: 791 – 802.

Guildemond JA, Tigges WT, De Vrijer PWF, 1994. Host races of *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae) on cucumber and chrysanthemum. *Environ. Entomol.*, 23(5): 1 235 – 1 240.

Guldemond JA, 1990a. Choice of host plant as a factor in reproductive isolation of the aphid genus *Cryptomyzus* (Homoptera, Aphididae). *Ecol. Entomol.*, 15(1): 43 – 51.

Guldemond JA, 1990b. Evolutionary genetics of the aphid *Cryptomyzus*, with a preliminary analysis of the inheritance of host plant preference and host alternation. *Entomol. Exp. Appl.*, 57(1): 65 – 76.

Guldemond JA, Dixon AFG, Tigges WT, 1994. Mate recognition in *Cryptomyzus* aphids: copulation and insemination. *Entomol. Exp. Appl.*, 73(1): 67 – 75.

Han BY, 2001. Attractive activity to natural enemies and component analysis of the rinses from tea aphid body surface. *Acta Entomol. Sin.*, 44(4): 541 – 547.［韩宝瑜，2001. 茶蚜体表漂洗物对天敌的引诱活性及组分分析. 昆虫学报，44(4): 541 – 547］

Hardie J, Peace LM, Pickett JA, Smiley DWM, Storen JR, Wadhams LJ, 1997. Sex pheromone stereochemistry and purity affect field catches of male aphids. *J. Chem. Ecol.*, 23: 2 547 – 2 554.

Hardie J, Storer JR, Cook FJ, Campbell CAM, Wadhams LJ, Lilley R, Peace L, 1996. Sex pheromone and visual trap interactions in mate location strategies and aggregation by host-alternating aphids in the field. *Phys. Entomol.*, 21: 97 – 106.

Heads PA, 1986. The costs of reduced feeding due to predator avoidance: potential effects on growth and fitness in *Ischnura elegans* larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecol. Entomol.*, 11: 369 – 377.

Hopkins GW, Thacker JI, 1999. Ants and habitat specificity in aphids. *Journal of Insect Conservation*, 3: 25 – 31.

Inaixumi M, 1981. Life cycle of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) with special reference to biotype differentiation on various host plants. *Kontyu*, 49: 219 – 240.

Jiang YX, Guo YY, 1996. Study of carboxylesterase activity of cotton aphid fed on different cotton varieties. *Acta Gossypii Sin.*, 8(4): 215 – 218.［姜永幸，郭予元，1996. 不同棉花品种对棉蚜羧酸酯酶活性影响的研究. 棉花学报，8(4): 215 – 218］

Kennedy CEJ, 1986. Attachment may be a basis for specialization in oak aphids. *Ecol. Entomol.*, 11: 291 – 300.

Komazaki S, 1998. Difference of egg diapause in two host races of the spirea aphid, *Aphis spiraecola*. *Entomol. Exp. Appl.*, 89: 201 – 205.

Lee YI, Kogan M, Larsen JR, 1986. Attachment of the potato leafhopper to soybean plant surfaces as affected by morphology of the pretarsus. *Entomol. Exp. Appl.*, 42: 101 – 108.

Li F, Han ZJ, Wu ZF, 2002. Comparison of esterase and acetylcholinesterase of cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover reared on different host plants. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 25 (2): 57 – 60.［李飞，韩召军，吴智锋，2002. 取食不同寄主棉蚜的羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶特性比较. 南京农业大学学报，25 (2): 57 – 60］

Li TW, Zong J, Gao XW, Zheng BZ, 1997. Induction of host plants on carboxylesterase and acetylcholinesterase activity in green peach aphid. *Plant Protection*, 23(2): 14 – 16.［李滕武，宗静，高希武，郑炳宗，1997. 寄主植物对桃蚜羧酸酯酶和乙酰胆碱酯酶的诱导作用. 植物保护，23(2): 14 – 16］

Liu XD, Zhai BP, Zhang XX, 2003. Studies on the host biotypes and its cause of cotton aphid in Nanjing, China. *Sci. Agri. Sin.*, 36(1): 54 – 58.［刘向东，翟保平，张孝羲，2003. 南京地区棉蚜寄主专化型及其成因研究. 中国农业科学，36(1): 54 – 58］

Liu XD, Zhang LJ, Zhang XX, Zhai BP, 2002. Studies on cotton aphid *Aphis gossypii* selectivity to host and its host-type. *Acta Ecol. Sin.*, 22 (8): 1 281 – 1 285.［刘向东，张立建，张孝羲，翟保平，2002. 棉蚜对寄主的选择及寄主专化型研究. 生态学报，22(8): 1 281 – 1 285］

Lucinda MB, Angela ED, 1999. Low genetic diversity among pea aphid (*Acyrthosiphon pisum*) biotypes of different plant affiliation. *Heredity*, 82(6): 605 – 612.

Mackenzie A, 1996. A trade-off for host plant utilization in the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Evolution*, 50(1): 155 – 162.

Marta DC, Renwick JAA, 2000. Induction of host specificity in larvae of *Manduca sexta*: chemical dependence controlling host recognition and developmental rate. *Chemoecology*, 10: 115 – 121.

May B, Holbrook F, 1978. Absence of genetic variability in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 71: 809 – 812.

Meng L, Li BP, 2001. Researches on biotypes of cotton aphid in Xinjiang. *Acta Gossypii Sin.*, 13(1): 30 – 35.［孟玲，李保平，2001. 新疆棉蚜生物型的研究. 棉花学报，13(1): 30 – 35］

Meng L, Li BP, Dong YC, 1998. A morphometric analysis on the food-preference forms of cotton aphids from Xinjiang, China. *Entomological Knowledge*, 35(6): 326 – 330.［孟玲，李保平，董应才，1998. 新疆棉蚜食物专化型的形态测量分析. 昆虫知识，35(6): 326 – 330］

Michele D, James M, 2002. Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Host Races and Sympatric Speciation*, 8: 1 – 49.

Müller FP, 1980. Host plants, generation and reproductive isolation of specialisation forms on *Acyrthosiphon pisum*. *Entomol. Exp. Appl.*, 28: 145 – 157.

Paul S, Darren C, Eren T, Dinah FH, 1998. Evolution of an ecological trait in parthenogenetic *Sitobion* aphids. *Heredity*, 81(6): 638 – 647.

Pettersson J, Karunaratne S, Ahmed E, Kumar V, 1998. The cowpea aphid, *Aphis craccivora*, host plant odours and pheromones. *Entomol. Exp. Appl.*, 88: 177 – 184.

Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM, Hardie J, 1992. The chemical ecology of aphids. *Ann. Rev. Entomol.*, 37: 67 – 90.

Powell G, Maniar SP, Pickett JA, Hardie J, 1999. Aphid responses to non-host epicuticular lipids. *Entomol. Exp. Appl.*, 91: 115 – 123.

Price PW, 1983. Insect Ecology. John Wiley and Sons, New York, USA. 82 – 115.

Price PW, Westoby M, Rice B, Atsatt PR, Fritz RS, Thompson JN, Mobly K, 1986. Parasite mediation in ecological interactions. *Ann. Rev.*

Ecol. Syst., 17: 487 – 505.

Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE, 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 41 – 65.

Raymond B, Searle JB, Douglas AE, 2001. On the processes shaping reproductive isolation in aphids of the *Aphis fabae* (Scop.) complex (Aphididae: Homoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 205 – 215.

Robert TG, Jan P, 2000. Change in response of *Rhopalosiphum padi* spring migrants to the repellent winter host component methyl salicylate. *Entomol. Exp. Appl.*, 94: 325 – 330.

Sasaki T, Hayashi H, Ishikawa H, 1991. Growth and reproduction of the symbiotic and aposymbiotic pea aphids *Acyrthosiphon pisum*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 24: 95 – 101.

Simon JC, Hebert PDN, 1995. Patterns of genetic variation among Canadian populations of the bird cherry-oat, *Rhopalosiphum padi* L. (Homoptera: Aphididae). *Heredity*, 74(4): 346 – 353.

Southwood TRE, 1984. Insect-plant adaptations: on origins and development of adaptation. *Ciba Foundation Symposium*, 102: 138 – 151.

Stephanie MP, Gerard V, 2002. Host preference and larval performance suggest host race formation in *Galerucella nymphaeae*. *Oecologia*, 130: 433 – 440.

Strong DR, Lawton JH, Southwood TRE, 1984. Insects on plants: community patterns and mechanisms. Blackwell Scientific, Oxford, England. 83 – 105.

Stroyan HLG, 1984. Aphids-Pterocommatinae and Aphidinae (Aphidini) Homoptera, Aphididae. In: Handbooks for the Identification of British Insects. Royal Entomological Society (London). 50 – 112.

Sunnucks P, Driveer F, Brown WV, Carver M, Hales DF, Milne WM, 1997. Biological and genetic characterization of morphologically similar *Therioaphis trifolii* (Hemiptera: Aphididae) with different host utilization. *Bull. Entomol. Res.*, 87(4): 425 – 436.

Tomiuk J, Hales DF, Wohrmann K, Morris D, 1991. Genotypic variation and structure in Australian population of the aphid *Schoutedenia lutea*. *Hereditas Landskrona*, 115(1): 17 – 23.

Vanlerberghe MF, Chavigny P, 1998. Host-based genetic differentiation in the aphid, *Aphis gossypii* Glover, evidenced from RAPD fingerprints. *Molecular Ecology*, 7(7): 905 – 914.

Via S, 1989. Field estimation of variation in host plant use between local populations of pea aphids from two crops. *Ecol. Entomol.*, 14(3): 357 – 364.

Via S, 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.*, 35: 421 – 446.

Via S, 1991a. Specialized host plant performance is not altered by experience. *Ecology*, 72(4): 1 420 – 1 427.

Via S, 1991b. The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork: demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution*, 45(4): 827 – 852.

Wang J, Wu ZT, Li XD, 1996. Effects of host plant on the esterase activity and insecticide tolerance of *Aphis gossypii* Glover. *Entomological Knowledge*, 33(1): 20 – 22. [王健,吴振廷,李学德, 1996. 寄主植物对瓜蚜酯酶活性及其耐药性的影响. 昆虫知识, 33(1): 20 – 22]

Wang KY, Jiang XY, Yi MQ, Lu BQ, 2001. Effects of feeding on different host plants on resistance to insecticides in the progeny of the cotton aphid. *Acta Entomol. Sin.*, 44(4): 469 – 475. [王开运,姜兴印,仪美芹,吕宝乾, 2001. 取食不同寄主植物对棉蚜后代抗药性的影响. 昆虫学报, 44(4): 469 – 475]

Ward SA, Leather SR, Pickup J, Harrington R, 1998. Mortality during dispersal and the cost of host-specificity in parasites: how many aphids find hosts? *J. Anim. Ecol.*, 67(5): 763 – 773.

Wasserman SS, Futuyma DJ, 1981. Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae). *Evolution*, 35: 605 – 617.

Xie JY, He FQ, Li M, Zhang W, Feng GL, Dong JX, 2001. Relationship between esterase activity and insecticide resistance of cotton aphid in different areas. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 24(3): 43 – 53. [谢佳燕,何凤琴,李梅,张薇,冯国蕾,董建新, 2001. 不同地区棉蚜酯酶与有机磷杀虫剂抗性的关系. 河北农业大学学报, 24(3): 43 – 53]

Yan FM, Xu CR, Marie B, Peter W, Peter A, 2002. Volatile compositions of transgenic Bt cotton and their electrophysiological effects on the cotton bollworm. *Acta Entomol. Sin.*, 45(4): 425 – 429. [阎凤鸣,许崇任, Marie B, Peter W, Peter A, 2002. 转 Bt 基因棉挥发性气味的化学成分及其对棉铃虫的电生理活性. 昆虫学报, 45(4): 425 – 429]

Yang XW, Zhang SF, Zhang XX, 2000. Karyotypes of green peach aphids from different host plants. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.*, 6(1): 56 – 60. [杨效文,张素方,张孝羲, 2000. 不同寄主植物上烟蚜的染色体组型研究. 应用与环境生物学报, 6(1): 56 – 60]

Yang XW, Zhang XX, Tan HY, 1999. The effects of host alteration on the population characteristics of *Myzus persicae* (Sulzer). *Acta Ecol. Sin.*, 19(5): 715 – 719. [杨效文,张孝羲,谭宏宇, 1999. 寄主转换对桃蚜种群特征的影响. 生态学报, 19(5): 715 – 719]

Yuan GH, 1990. Chromosome analysis of cotton aphid population in Henan. *Acta Ecol. Sin.*, 10(2): 177 – 181. [原国辉, 1990. 河南棉蚜种群组成的染色体分析. 生态学报, 10(2): 177 – 181]

Zhu HF, Zhang GX, 1958. The host transplantation experiments of cotton aphid. *Entomological Knowledge*, 4(3): 182 – 183. [朱弘复,张广学, 1958. 棉蚜寄主植物接种实验简报. 昆虫知识, 4(3): 182 – 183]

(责任编辑:袁德成)